

Original-Mitteilungen.

Die Herren Autoren sind für den Inhalt ihrer Publikationen selbst verantwortlich und wollen alles Persönliche vermeiden.

Über Konvergenzen im Leben der Ameisen und Termiten.

Von G. v. Natzmer, Berlin-Schmargendorf.

Konvergenzen sind in der Natur nichts Seltenes. Ja, sie sind so allgemein, daß wir ihrer kaum noch gewahr werden. Die Einzelindividuen jeder Lebensgemeinschaft besitzen bestimmte eigentümliche Charakteristika, die ihnen allen gemeinsam sind, denn unter gleichen Daseinsbedingungen werden oft garnicht miteinander verwandte Arten äußerlich sich sehr ähnlich. Dies zeigt sich besonders dort, wo die Lebensbedingungen derartig gleichförmig sind, daß die Anpassung an sie nur in einer ganz eng umgrenzten Richtung liegen kann. Ich denke hierbei besonders an diejenigen Pflanzen unserer Seen und Gewässer, deren Vorfahren einst Landformen waren, und die, je weiter sie in das nasse Element vorgedrungen sind, desto mehr alle ihnen ursprünglich charakteristischen Merkmale verloren haben und einander immer ähnlicher und damit auch immer gleichförmiger geworden sind, sodaß es selbst dem Botaniker oft nur mit Hilfe der Früchte möglich ist, ihre Artzugehörigkeit festzustellen. Derartige bis ins kleinste gehende Aehnlichkeiten zwischen ganz verschiedenen Arten stehen durchaus nicht vereinzelt da. Sie sind, verursacht durch gleiche Lebensbedingungen, mit einer gewissen Naturnotwendigkeit völlig unabhängig voneinander allmählich entstanden. Eine einmal vollzogene, wenn auch anfangs nur ganz geringe Anpassung an bestimmte Daseinsbedingungen macht im Laufe der Zeit die Organismen zu einem Leben unter anderen Verhältnissen mehr und mehr untauglich und zwingt sie, sich immer rückhaltloser an die einmal begonnene Lebensweise anzupassen. Da die Natur überall unter größtmöglicher Kraftersparnis das Vollkommenste zu erreichen sucht, so mußte unter gleichen Lebensbedingungen eine äußere Annäherung auch zwischen systematisch weit von einander getrennten Arten stattfinden, sodaß alle den gleichen Stempel der Aehnlichkeit aufgedrückt erhielten. Auf diese Weise finden alle Konvergenzen in der Natur ihre Erklärung. Ganz ähnlich müssen auch die Konvergenzen im Leben der verschiedenen staatenbildenden Insekten entstanden sein! Indessen liegen hier die Verhältnisse etwas anders und insofern komplizierter, als die Entwicklungsursachen nicht nur wie bei den vorher betrachteten Erscheinungen in der Umwelt, sondern in der jeweiligen Entwicklungsstufe der Staaten selbst liegen. Das einmal entstandene soziale Leben zeitigte nämlich überall gleiche Folgen wie das Kastenwesen, welches die Einzelnen zum Staatenleben zwang, da sie mit der Ausbildung desselben zu einseitig entwickelten und damit zu unvollkommenen Geschöpfen geworden waren, die nur noch inmitten der staatlichen Gebilde ihren Lebenszweck erfüllen und den Kreislauf ihres Daseins vollenden konnten. Aus dieser Tatsache heraus erklärt es sich auch in Anbetracht der vorstehenden Ausführungen, daß die Staaten der Insekten gänzlich unabhängig von einander eine in allem so überraschend gleiche Gestaltung angenommen haben. Von diesen hier nur ganz kurz skizzierten Grundlagen ausgehend, habe ich es unternommen, alle Lebenserscheinungen der Insektenstaaten einheitlich aus

einem Prinzip heraus zu erklären.¹⁾ In den folgenden Zeilen will ich nun den Versuch machen, diese Erklärungsweise zur Klarlegung einer Reihe merkwürdiger Konvergenzen im Leben der Ameisen und Termiten anzuwenden. Dieselben sind um so interessanter, als beide Insekten ganz verschiedenen Ordnungen angehören und zwischen ihnen somit kein stammesgeschichtlicher Zusammenhang besteht. Ein Beweis dafür, wie groß diese Ähnlichkeit in allem ist, bildet die Tatsache, daß man die Termiten in früheren Zeiten allgemein als „weiße Ameisen“ betrachtete, eine Bezeichnung, die auch heute noch üblich ist. — Am auffälligsten ist wohl die Erscheinung, daß sowohl Ameisen als auch Termiten Pilzzüchter sind, eine Tatsache, die schon zu den abenteuerlichsten Deutungen Anlaß gegeben hat. Ich habe es mir nun zur Aufgabe gemacht, das Verkehrte jener Anschauung, die in der Pilzzucht einen Beweis für eine der menschlichen ähnliche Intelligenz erblickt, nachzuweisen und zugleich eine rein natürliche Erklärung dieser Erscheinungen zu geben.

Es ist klar, daß es für die staatenbildenden Insekten von hohem Vorteil sein muß, wenn die Nahrungsquelle innerhalb der Kolonien selbst liegt, und sie deshalb ihre Nester nicht zu verlassen brauchen, um Nahrung herbeizuschaffen. Denn erstens werden sie auf diese Weise von der Außenwelt und damit vom Zufall bedeutend unabhängiger, und zweitens kann die sonst verbrauchte Energie dem Staate selbst zu gute kommen, wodurch eine ungeheure Kraftersparnis eintritt.²⁾ Berücksichtigt man nun, daß für die staatenbildenden Insekten eine Höherentwicklung nur in einer Vervollkommnung der staatlichen Einrichtungen, d. h. letzten Endes des Nahrungserwerbes, bestehen kann, so wird es erklärlich, daß bei fortschreitender Entwicklung des staatlichen Lebens an Ameisen wie Termiten immer mehr die Notwendigkeit herantreten mußte, sich in dieser Hinsicht von der Umwelt so vollständig wie nur möglich zu emanzipieren. Daß so viele von ihnen ganz unabhängig voneinander auf die Pilzzucht verfielen, erklärt sich dadurch, daß im Innern ihrer Nester auf den dort aufgespeicherten vegetabilischen Vorräten Pilze die ihnen nötigen Daseinsbedingungen vorfinden und dort in Mengen wuchern. Es ist ganz natürlich, daß sich bei Ameisen und Termiten allmählich die Gewohnheit herausbildete, die ihnen am meisten zusagenden Pilze zu verzehren. Es wäre indessen eine ganz oberflächliche Anschauung, wollte man annehmen, daß die Pilzzucht einzig und allein durch das Vorhandensein von Pilzen in pflanzlichen Vorräten erklärt werden kann und somit ein reines Zufallsprodukt ist. Ihre wahren Ursachen liegen tiefer und stehen, wie schon oben ausgeführt, mit der Entwicklung des

¹⁾ G. v. Natzmer. Die Insektenstaaten. Grundriß zu einer natürlichen Erklärung ihrer Entwicklung und ihres Wesens. Entomologische Zeitschrift. Frankfurt a. M., Jahrgang XXVII, Nr. 34 usw. (1913).

²⁾ K. Escherich macht auf ein Moment hinsichtlich der Termiten aufmerksam (Die Termiten, S. 110), welches Beachtung verdient. Diese Insekten, deren ursprüngliche Hauptnahrung bekanntlich in Holz besteht, müssen, da dasselbe sehr stickstoffarm ist, hiervon große Quantitäten zu sich nehmen. Der Termitenpilz bietet ihnen indessen eine sehr konzentrierte Stickstoffnahrung dar. Auch in dieser Hinsicht findet also eine bedeutende Kraftersparnis statt.

sozialen Lebens im engsten Zusammenhang.³⁾ Dies wird allein schon dadurch bestätigt, daß die Pilzzucht sich nur in Staaten mit hochausgebildeter staatlicher Organisation vorfindet.

War es erst einmal zur Gewohnheit geworden, Pilznahrung zu sich zu nehmen, so mußte dieselbe, da sie, wie oben dargelegt, von hohem Vorteil war, immer vorherrschender werden. Hieraus entwickelte sich allmählich auch eine Pflege der Pilze, und die Insekten paßten sich immer mehr der veränderten Lebensweise an, was im Laufe der Zeit zur Folge hatte, daß sie bei ihrer einseitigen Tätigkeit für ein anderes Leben immer untauglicher wurden. Am weitesten ist dieser Entwicklungsgang bei vielen Termitenarten, vor allem aus der Gattung *Termes*, und bei den Blattschneiderameisen (*Attini*) vorgeschritten. So scheinen sich die Attinen derartig an die Pilznahrung gewöhnt zu haben, daß sie ohne dieselbe verhungern müssen. Deshalb nimmt nach den Untersuchungen E. Goeldis das ausschwärmende Weibchen stets etwas Pilzgut in der Infrabuccaltasche mit sich. Auch hier zeigt sich wieder die Erscheinung, daß das, was ehemals nur eine bloße Anpassung war, im Laufe der Zeit zum eisernen Zwange wird. Da nun das Kastwesen mit dem sozialen Leben im engsten Zusammenhang steht und in ihm allein seine Erklärung findet, so muß genau parallel mit dieser Entwicklung auch eine weitere Kastendifferenzierung als eine spezielle Anpassung an die nun im Mittelpunkt des Staatenlebens stehende Pilzzucht stattgefunden haben. So zerfällt bei den *Atta*-Arten die Arbeiterkaste außer den Soldaten noch in zahlreiche weitere Unterformen.⁴⁾ In diesen Staaten gibt es eine besondere Form großer Transportarbeiter, die das für die Pilze als Nährboden notwendige Blätterwerk herbeischaffen, mittlere Arbeiter und endlich winzige Pilzgärtner, die allein damit beschäftigt sind, die Kulturen zu pflegen und sie von fremden Keimen zu säubern. All diese Formen sind nur noch zu ganz bestimmten, eng umgrenzten Arbeitsleistungen fähig, die sämtlich mit der Pilzzucht im Zusammenhang stehen. Jene Insekten sind demgemäß zu einer anderen Lebensweise völlig untauglich geworden und jede Höherentwicklung ihrer Staaten, in der allein, wie bereits ausgeführt wurde, ein Fortschritt für die Einzelnen liegen kann, muß in einer noch weiteren Ausgestaltung der Pilzzucht bestehen. Es ist klar, daß so die Insekten auf dem einmal beschrittenen Wege immer weiter gedrängt wurden. Da auch in der belebten Natur gleiche Ursachen gleiche Wirkungen haben, mußte sich dieser Entwicklungsgang in gesetzmäßiger, überall gleicher Weise vollziehen. Aus dieser Tatsache heraus erklärt sich sowohl der hohe Grad des Gärtnereinstinktes, als auch die Konvergenz, die hinsichtlich desselben zwischen Ameisen und Termiten herrscht. Die Pilzzucht ist demnach eine Erscheinung im Leben mancher sozialer Insekten, deren innere Ursachen im

³⁾ Auf diese inneren Entwicklungsursachen ist der Verfasser in seiner bereits erwähnten Arbeit: Die Insektenstaaten u. s. w. ausführlicher eingegangen.

⁴⁾ Bei den Termiten sind diese Dinge noch weniger erforscht. Doch scheint nach E. Silvestri bei ihnen eine gleiche Arbeitsteilung zwischen großen und kleinen Arbeitern zu bestehen wie bei den Ameisen.

staatlichen Leben selbst zu suchen sind.⁵⁾ Eine Konvergenz hierzu im weiteren Sinne des Wortes zeigt sich bei den Wurzelaphiden züchtenden Ameisen. Bei diesen liegen nämlich die Verhältnisse dem Wesen nach recht ähnlich. Auf die Lebensweise und Entwicklung dieser Arten bin ich bereits in einer anderen Arbeit, auf die ich deshalb verweise, eingegangen und bin dort hinsichtlich der Ursachen dieser Erscheinungen zu genau denselben Schlüssen gelangt wie bei den Pilzzüchtern.⁶⁾

Dasselbe scheint in gewisser Hinsicht auch für manche Ernteameisen zu gelten, bei denen ebenfalls eine mit ihrer Lebensweise in engstem Zusammenhange stehende Kastendifferenzierung stattgefunden hat. So besitzt nach A. Forel *Messor structor* eine sich durch besondere Kleinheit auszeichnende Arbeiterform, die ebenso wie diejenige der Pilzgärtner ausschließlich im Nestinnern mit der Pflege der Samenkörner beschäftigt ist. Dies alles weist darauf hin, daß sich die Entwicklung des Körnersammelinstinktes nach genau denselben Gesetzen vollzogen haben muß wie die vorher besprochenen Erscheinungen im Leben der Ameisen und Termiten.

Wir wollen nun versuchen, auch zum Verständnis einiger anderer Konvergenzen speziell zwischen verschiedenen Ameisenarten zu gelangen.

Eines der interessantesten Forschungsgebiete in der Ameisenbiologie ist das der Sklaverei und des sozialen Parasitismus. Bekannt ist die Theorie E. Wasmanns, der den letzteren aus der ersteren direkt ableitet.⁷⁾ Hiergegen sind von T. Emery Einwendungen erhoben worden, der den Parasitismus allein durch das Herabsinken des Weibchens vom räuberischen zum parasitischen Insekt erklären will, und der es bestreitet, daß die mit dem räuberischen Dasein verbundene einseitige Lebensweise an sich zum Parasitismus geführt haben könnte.⁸⁾ Jedenfalls stimmen aber beide Theorien in dem wichtigen Punkt überein, daß sie unter Verzicht auf alle vermenschlichenden Schlüsse diese Erscheinungen auf rein natürliche Weise als notwendige Folge eines anderen vorangegangenen Stadiums zu erklären suchen. Es ist dies das einzige Gebiet in der Biologie der Insektenstaaten, auf das die von mir vertretene Erklärungsweise schon bisher ziemlich allgemein angewendet worden ist. Für dieselbe möchte ich nun durch kurze Zusammenstellung einiger Tatsachen noch weitere Belege

⁵⁾ Es ist auch durchaus verkehrt, in der Form der Pilze, die sich allerdings in der freien Natur nicht vorfindet, ein spezielles Produkt der Intelligenz der Ameisen und Termiten zu erblicken. Vielmehr ist es ganz natürlich, daß sich die Pilze allmählich an die Veränderung der Lebensbedingungen, wie sie ja die fortgesetzte Pflege von seiten der Insekten mit sich bringt, angepaßt haben. Da nun dieselbe aber rein instinktiv einzig darin besteht, die Pilze ihren Züchtern so nutzbar wie möglich zu machen, so wird es erklärlich, daß die Pilze im Laufe der Zeit jene Formen annehmen mußten, wie wir sie in den Nestern der höchststehenden Termiten und mancher *Atta*-Arten vorfinden. Durch A. Forel ist dieser Entwicklungsgang bei den Attinen in all seinen Phasen nachgewiesen worden.

⁶⁾ G. v. Natzmer. Lebensweise und Organisation der unterirdisch lebenden Ameisenarten. Internationale Entomologische Zeitschrift, Guben. Jahrgang VII. Nr. 26. (1913).

⁷⁾ E. Wasmann. Ursprung und Entwicklung der Sklaverei bei den Ameisen. Biologisches Zentralblatt, Bd. 25 (1905).

⁸⁾ T. Emery. Ueber den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen. Biologisches Zentralblatt, Bd. 29, Nr. 11 (1909).

liefern. Es ist bekannt, daß bei den sklavenhaltenden und parasitischen Ameisen Arten und Unterarten derselben Gattung einander in ihren Lebensgewohnheiten in auffälliger Weise gleichen. So hat, um ein Beispiel anzuführen, unsere einheimische sklavenhaltende *Formica sanguinea* sowie die Amazonenameise (*Polyergus*) in Nordamerika zahlreiche Verwandte, die ihrerseits ebenfalls andere *Formica*-Arten als Sklaven besitzen. Es ist nun problematisch, ob diese übereinstimmenden Lebensgewohnheiten bereits bei der diesen Arten gemeinsamen Stammform voll ausgebildet waren oder ob sie nur in bestimmten Lebenseigentümlichkeiten derselben derart begründet waren, daß sie sich bei den verschiedenen Arten völlig selbständig entwickeln mußten. In Anbetracht der Tatsache, daß gewaltige Zeiträume vergangen sein müssen, seitdem zwischen Europa und Nordamerika der Ozean wogt — nach Ansicht der Geologen hat eine Verbindung zwischen beiden Kontinenten bis in die spätere Tertiärzeit hinein bestanden — scheint mir persönlich die letztere Ansicht die wahrscheinlichere zu sein.⁹⁾ Ist es doch kaum anzunehmen, daß während dieser Zeitläufe Arten wie *Formica sanguinea* so garkeinen wesentlichen Veränderungen in ihrer Lebensweise unterworfen gewesen sein sollten. Beispiele für ein von einander völlig unabhängiges Entstehen derartiger Konvergenzen bieten ja die sklavenhaltenden und parasitischen Ameisen genug.

So stimmen Arten der Gattung *Strongylognathus* sowohl in den Lebensgewohnheiten als auch in der Kampfweise, ja sogar in morphologischer Beziehung völlig mit der ihr systematisch ganz fern stehenden Amazonenameise (*Polyergus*) überein!¹⁰⁾

Auch die parasitischen Ameisen liefern, wie schon gesagt, zahlreiche Beweise dafür, daß eine gleiche Lebensweise auch eine weitere gleiche Entwicklung bedingt und endlich zu überraschenden Konvergenzen führt. So hat das Schmarotzerleben bei den Ameisen überall genau die gleichen Wirkungen gezeitigt. Auf der tiefsten Stufe desselben ist die Arbeiterkaste völlig verschwunden und die Geschlechts-tiere sind gänzlich degeneriert. Dies gilt besonders für *Anergetus atratulus*, *Epoecus pergandei* und *Wheeleriella santschii*. Auch bei den noch fast völlig unbekanntesten arbeiterinnenlosen Arten *Sympheidole elecebra* und *Epipheidole inquilina* scheinen die Dinge ähnlich zu liegen.

Indem ich im vorstehenden einige Konvergenzen im Leben der Ameisen und Termiten auf natürliche Weise zu erklären versucht habe, hoffe ich, damit auch zugleich einen weiteren Beweis für die Behauptung erbracht zu haben, daß der ganze Entwicklungsgang der Insektenstaaten sowie alle Lebenserscheinungen derselben im Wesen dieser Staaten selbst, das heißt, letzten Endes einzig und allein in einem einmal entstandenen noch so primitiven sozialen Zusammenschluß, ursächlich begründet ist.

⁹⁾ Hierfür scheint auch die Tatsache zu sprechen, daß bei den amerikanischen Verwandten von *Formica sanguinea* der Raubinstinkt noch weniger ausgebildet ist als bei dieser selbst.

¹⁰⁾ Die Arten der Gattung *Strongylognathus* leben mit *Tetramorium caespitum* in gemischten Kolonien und stellen in ihren verschiedenen Abstufungen in der Lebensweise einen interessanten Uebergang zwischen den sklavenhaltenden und parasitischen Ameisen dar.